

# Modèles démographiques matriciels à temps discret : application à la dynamique des petits ruminants au Sénégal

Matthieu Lesnoff   CIRAD-EMVT   16 décembre 1997

**Préambule** Le texte que nous présentons ici n'est pas un rapport bibliographique mais constitue une base de discussion pour la réunion concernant mon comité de thèse. Mon travail lors de ma première année de thèse a consisté en plusieurs points :

- Revue des outils méthodologiques concernant les modèles démographiques matriciels (avec rédaction d'un rapport méthodologique regroupant les principaux résultats théoriques). Suite aux modèles matriciels "classiques", j'ai abordé en particulier l'aspect multi-sites et l'aspect stochastique. Dans le cadre stochastique, je me suis limité pour l'instant à la "variabilité environnementale". Je n'ai pas eu le temps d'approfondir la notion de "variabilité démographique" (variabilité individuelle) mettant en jeu la théorie des processus de ramification. Par ailleurs, je n'ai pour l'instant que très peu abordé les problèmes théoriques liés aux phénomènes de densité-dépendance des paramètres démographiques (j'ai en fait privilégié la variabilité environnementale qui me semblait plus importante pour le système étudié).
- Concernant l'aspect théorique, j'ai aussi abordé certains problèmes statistiques d'estimation et de test comme les problèmes de "risques compétitifs" et de "surdispersion". Ces problèmes interviennent directement dans le cadre de mon travail de thèse.
- Nous avons mis au point une routine informatique (ACCESS) permettant de mettre en forme les données de suivi individuel centralisées dans la base du projet PPR (appelée base BAOBAB). Les données sont regroupées par cycle annuel, par saison intra-annuelle, par classe d'âge, par troupeau, ainsi que par un ensemble de descripteurs individuels qui pourront être étudiés dans notre travail. Les fichiers résultats issus de cette routine seront à la base des procédures d'estimation et de test mises en oeuvre dans notre travail. La routine est évolutive (ajout de descripteurs individuels) et a un accès convivial (une interface de saisie a été constituée et permet de définir la période étudiée, la durée d'une saison, le nombre de classes d'âge, etc.).
- Sur un échantillon de troupeaux (zone de Ndiagne, éleveurs wolofs, troupeaux ovins), j'ai construit un premier modèle saisonnier (mensuel) déterministe et uni-site, incluant un paramètre permettant de tenir compte du phénomène d'échange entre troupeaux.

- J'ai enfin chercher à définir plus précisément, en relations avec les chercheurs zootechniciens du CIRAD-EMVT (ainsi qu'un chercheur de l'ENSAM-Chaire de zootechnie), les questions d'intérêt zootechnique que nous pourront chercher à formaliser dans le cadre de notre travail.

## 0.1 La population et les données

### 0.1.1 Introduction

Notre travail consiste à modéliser certains éléments de la démographie des petits ruminants (ovins et caprins) élevés en milieu traditionnel tropical (élevage pastoral et agro-pastoral). Nous nous limiterons aux éleveurs pastoraux sédentaires, éleveurs pouvant échanger des animaux de manière ponctuelle mais ne pratiquant ni transhumance ni déplacement saisonnier massif de leurs animaux durant l'année. Nous proposons d'aborder ce travail de modélisation en nous plaçant dans le cadre des modèles matriciels à temps discret. Le choix des petits ruminants comme espèces étudiées s'appuie sur leur importance dans les systèmes traditionnels de production animale en Afrique, mais aussi sur le fait qu'un programme de recherche du CIRAD-EMVT a permis de disposer d'une base de données fiable (suivi individuel des animaux) et couvrant une période de plus de 10 ans (programme conjoint franco-sénégalais "Pathologie et Productivité des petits Ruminants", (PPR)). Le suivi PPR s'est réparti essentiellement dans 2 sites géographiques (Ndiagne, au nord du Sénégal, et Kolda, au sud du Sénégal) correspondant à des zones écoclimatiques très différentes. Signalons qu'un troisième site (Kaymor) situé dans une zone intermédiaire s'est ajouté aux 2 premiers, mais il a été étudié sur une période moins longue et ne sera pas abordé ici. Le programme PPR a généré une base de données très importante, centralisant des données de démographie (reproduction, mortalité, exploitation) mais aussi des données de croissance pondérale, de pratique d'élevage, etc. Cette base de donnée a néanmoins été sous-exploitée pour l'instant, notamment en terme d'analyse démographique, malgré une thèse sur le lien entre les pratiques d'élevage et les performances zootechniques animales dans la zone de Ndiagne ([26]) et quelques rapports monographiques internes ([13],[14],[5],[6],[30]) dont nous avons tiré la plus grande partie des éléments présentés dans le chapitre 1.

### 0.1.2 Unités d'observations et données

Les protocoles de suivi mis en place dans le programme PPR s'appuient sur plusieurs niveaux d'observation. Le premier niveau correspond à l'animal. Chaque animal est identifié de manière individuelle par une boucle auriculaire posée dès sa naissance ou son entrée dans le suivi. Un animal identifié est suivi tout au long de sa vie (jusqu'à sa mort ou sa sortie du

suivi) et tous les événements démographiques liés à cet animal sont notés. Signalons que tous les animaux identifiés et nés en cours de suivi sont pesés régulièrement jusqu'à 1 an. Le deuxième niveau d'observation correspond au troupeau. La notion de troupeau est souvent difficile à définir sur le terrain. La définition retenue au Sénégal ([26]) est le troupeau de concession, qui correspond à l'ensemble des animaux regroupés au même endroit pour passer la nuit (concession). Il est sous la dépendance du groupe familial constituant la concession qui représente une unité de résidence (espace d'habitation physiquement délimité et occupé par un groupe de personnes) mais aussi une unité de consommation et de production (groupe de personnes consommant des produits dont l'origine est commune et soumise à la gestion du chef de groupe). Un fait important est que le chef de concession n'est en général pas propriétaire de l'ensemble des animaux du troupeau de concession. Les animaux d'un troupeau ne sont donc pas forcément soumis aux mêmes pratiques d'élevage (variabilité intra-troupeau des pratiques d'élevage). Malheureusement, en ce qui concerne les pratiques d'élevage, le niveau individuel n'a pu être atteint au sein du suivi PPR et seul le niveau troupeau concession a été observé (en outre, les protocoles de suivi des pratiques n'ont pas été appliqués sur l'ensemble de la durée du suivi PPR). Enfin, un troisième niveau d'observation correspond au village (regroupant un ensemble de concessions) et prend son intérêt lorsque, dans certains modes de conduite des animaux, les troupeaux sont rassemblés en un troupeau villageois (avec mélange des animaux) et menés au paturage par un seul berger.

### 0.1.3 La communauté rurale de Ndiagne

La communauté rurale de Ndiagne se situe dans le nord-ouest du Sénégal. Le climat de cette région est un climat sahélien caractérisé par l'alternance d'une longue saison sèche et d'une courte saison des pluies. La saison sèche s'étend sur 9 mois d'octobre à juin, et se répartit en une saison sèche froide avec des températures clémentes (décembre à février-mars, 19-23°C en moyenne) et une saison sèche chaude (à partir de mars) sous l'influence de l'Harmattan, vent chaud et sec qui accentue la dessiccation rapide de la végétation. La saison des pluies est brève puisqu'elle ne concerne que les mois de juillet à septembre. La pluviométrie annuelle est faible et présente une variabilité importante. Elle fluctue entre 270 et 450 mm par an durant la période 1987 – 1991, mais était de l'ordre de 150 mm en 1984. Un fait important à noter est que la période du suivi PPR correspond globalement à une période

post-sécheresse (augmentation de la pluviométrie à partir de 85).

La communauté rurale de Ndiagne fait partie du Bassin arachidier. Sa population est en forte majorité d'éthnie Wolof. Les Peuls constituent la deuxième éthnie dominante. La baisse de la pluviométrie, la pression démographique et l'épuisement progressif des sols ont fait perdre à cette partie nord du bassin arachidier son importance économique. Elle fait donc figure d'ancienne région agricole en difficulté, avec des mouvements d'émigration répétés depuis le début du siècle (recherche de nouvelles terres exploitables et exode rural). Malgré les émigrations et une productivité agricole faible, la pression démographique reste forte et la quasi-totalité des sols est cultivée. L'arachide (culture de vente), le mil et le niébé (cultures vivrières) se partagent l'espace cultivé.

La population d'animaux domestiques est essentiellement constituée par les petits ruminants (ovins et caprins), les bovins et les volailles. La grande majorité des éleveurs détient des ovins et des volailles. Les caprins et les bovins sont essentiellement détenus par les éleveurs peuls.

Parmi les petits ruminants, les ovins ont un rôle socio-économique particulier. Ils correspondent à des animaux recherchés pour les sacrifices (e.g., lors de la fête musulmane de la Tabaski) ou les dons, et sont une source importante de revenu monétaire pour les familles. Les caprins sont d'avantage destinés à l'autoconsommation. Par ailleurs, les populations mâle et femelle subissent des stratégies d'exploitation très différentes. Les mâles sont pratiquement tous exploités avant l'âge de deux ans. Les femelles ont une durée de vie moyenne plus longue (jusqu'à 10 ans) car beaucoup sont conservées pour la reproduction et la production de lait.

L'organisation de l'élevage des populations ovines et caprines apparaît en fait très complexe, avec différents types de troupeau, de pratiques d'élevage et de modes de gestion des troupeaux. Ce type d'organisation est caractéristique de l'élevage des petits ruminants en Afrique de l'ouest. Moulin ([26]) subdivise la communauté rurale de Ndiagne en 2 systèmes de production auxquels sont associés des systèmes d'élevage qui se différencient sur la composition et la conduite des troupeaux, ainsi que par la fonction des animaux au sein des systèmes de production. Les Wolofs, majoritaires, sont essentiellement cultivateurs (mil, arachide, niébé), mais élèvent aussi des ovins



qui font l'objet d'une importante spéculation lors des fêtes religieuses. Certains Wolofs élèvent aussi des caprins et bovins, mais les troupeaux sont essentiellement mono-spécifiques. Les Peuls, principalement éleveurs, pratiquent un élevage bovin, caprin et ovin à orientation laitière très marquée pour l'alimentation familiale et le commerce villageois. Cette forte activité d'élevage est accompagnée d'une activité agricole.

La taille et la composition des troupeaux sont variables. Les troupeaux wolofs sont essentiellement mono-spécifiques (ovins, min : 1, *med* : 16, max : 73). Les troupeaux peuls sont mono- ou pluri-spécifiques (ovins + caprins, min : 3, *med* : 42, max : 145).

Les familles préparent les parcelles à cultiver à partir de mai ou juin. Le mil est généralement semé en juin-juillet pour profiter des premières pluies. L'arachide est semé en juillet-août lorsque la saison des pluies est bien installée. Le niébé et le mil sont récoltées dès septembre, alors que la récolte de l'arachide n'intervient qu'en octobre-novembre.

La conduite des petits ruminants est fondée sur l'utilisation des ressources fourragères prélevées directement par les animaux sur les parcours. Deux type de parcours sont utilisés. Après les récoltes, entre octobre et décembre, les animaux sont menés sur les parcelles pour consommer les résidus de culture. Ces résidus assurent l'alimentation des petits ruminants jusqu'en février-mars. A partir d'avril, les animaux utilisent ensuite l'espace non cultivé lors de la saison des pluies précédentes (parcours naturels et jachères) et s'alimentent sur la strate herbacée (graminées annuelles) mais aussi sur la petite strate arborée (notamment en fin de saison sèche). Dans la majorité des villages wolofs, les éleveurs rassemblent chaque matin leur troupeau en un troupeau collectif villageois qui part au paturage sous la responsabilité d'un berger membre de la famille. Les troupeaux des éleveurs peuls sont conduit individuellement par de jeunes bergers, mais il est fréquent que plusieurs troupeaux se rencontrent sur un même parcours. Pendant la saison sèche, certains éleveurs peuls laissent divaguer leurs animaux.

#### 0.1.4 La communauté rurale de Kolda

La communauté rurale de Kolda se situe en Haute Casamance dans la région sud du Sénégal. Le climat est de type soudano-guinéen, avec une plu-

viométrie de 950 mm par an. La saison des pluies s'étend de juin à octobre, et est suivie par une saison sèche de 7 mois (novembre-mai). Les conditions pluviométriques favorables permettent des cultures pluviales variées comme le riz, le sorgho, l'arachide et le coton.

Les éleveurs de la communauté de Kolda sont essentiellement des agro-éleveurs peuls partageant leur activité entre l'élevage de bovins et de petits ruminants et l'agriculture vivrière (riz, maïs, sorgho) et de rente (arachide, coton).

Les troupeaux de petits ruminants sont des troupeaux familiaux en général pluri-spécifiques et de petite taille (ovins + caprins, min : 1, *med* : 11, max : 130). Les animaux sont laissés en divagation pendant la saison sèche et sont, le plus souvent, attachés au piquet en saison des pluies.

Une caractéristique de la zone de Kolda est que les femelles de petits ruminants ne sont jamais traites (seules les vaches sont utilisées pour la production de lait). Les petits ruminants sont considérés par l'éleveur comme une ressource d'épargne lui permettant ensuite de se constituer un troupeau bovin.

La saison des cultures s'étend de mai (préparation des parcelles et semis) à janvier (récolte du riz). La période la plus active se concentre de juin à octobre. Le maïs est récolté dès le mois d'août. En saison sèche, les animaux s'alimentent sur les résidus de cultures pluviales, puis sur les rizières. La moitié des éleveurs complètent leurs animaux en fin de saison sèche, mais de manière modérée (e.g., fanes d'arachide). En saisons des pluies, les petits ruminants placés au piquet exploitent les parcelles en jachère.

### **0.1.5 Quelques éléments de la biologie des petits ruminants au Sénégal**

Trois types génétiques d'ovins sont reconnus dans la zone de Ndiagne (le Peul-Peul, le Touabir et le Waralé). Le fait que ces types restent mal définis et que les modes de conduite des animaux favorisent les échanges de gènes entre animaux de différents troupeaux (mélange des troupeaux sur les parcours et mâles toujours en présence des femelles) amène généralement à poser l'hypothèse que les ovins de cette zone constituent un même ensemble



panmictique. Ainsi, nous proposons de supposer que le niveau génétique des troupeaux de cette zone est homogène. Cette hypothèse est également posée pour les caprins, pour lesquels un seul type génétique est reconnu dans la zone de Ndiagne (le caprin sahélien). De même, un seul type génétique est reconnu pour les populations d'ovins (le Djallonké) et de caprins (le caprin guinéen) de la zone de Kolda.

Les ovins et les caprins de la zone nord se caractérisent par un format supérieur à celui des populations de la zone sud (populations naines).

	Ndiagne		Kolda	
Poids moyen des femelles (kg)	ovins	caprins	ovins	caprins
15 j	5.4	3.6	3.4	2.7
1 mois	7.7	5.2	5.0	4.1
adulte	32.0	27.0	25.0	23.0

Les femelles sont très précoces. La première mise bas a lieu chez les ovins entre 15 (Kolda) et 17 mois (Ndiagne), et entre 12 (Kolda) et 16 mois (Ndiagne) chez les caprins. Le rythme de reproduction est plus rapide dans la région sud que dans la région nord, avec près de 3 mises bas en 2 ans pour Kolda et 1 seule mise bas par an à Ndiagne. De même, la prolificité (définie par le nombre de produits nés vivants rapporté au nombre de mises bas à terme) est plus forte au sud qu'au nord. Dans les 2 régions, les caprins présentent une prolificité beaucoup plus grande que les ovins.

	Ndiagne		Kolda	
	ovins	caprins	ovins	caprins
âge moyen à la première mise bas (j)	516	479	441	357
intervalle moyen entre mises bas (j)	334	354	251	233
prolificité	1.05	1.24	1.15	1.45

Les populations mâles et femelles subissent des stratégies d'exploitation très différentes. Les mâles, particulièrement chez les caprins, sont exploités très jeunes et seulement 5 à 15% dépassent l'âge d'1 an. Les carrières des femelles sont beaucoup plus longues et s'étendent jusqu'à 10 ans dans la zone de Louga. Les troupeaux sont donc généralement constitués d'une forte proportion de femelles.

## 0.2 Quelques problématiques zootechniques liées à la démographie

Nous commencerons ici par préciser et limiter le cadre de notre réflexion. Nous n'avons pas l'ambition de modéliser l'unité de production familiale en élevage pastoral tropical, qui met en jeu un nombre très important de facteurs encore mal contrôlés (facteurs sociaux, économiques, etc.). Notamment, nous n'avons pas cherché à modéliser le comportement de l'éleveur dans ses stratégies d'exploitation (nous n'avons pas abordé la modélisation des processus de décision ni les mécanismes qui les induisent ; l'exploitation des animaux est d'avantage appréhendée comme un phénomène "externe" fixé selon différentes stratégies et perturbant une population naturelle). Nous n'avons pas non plus abordé les problèmes de relation entre élevage et gestion des paturages (relation de type prédateur-proie entre les populations domestiques et la ressource alimentaire disponible sur les paturages), problème très important en milieu tropical mais qui nous semblait trop complexe dans l'état actuel des connaissances (en outre, la gestion des paturages met en jeu l'ensemble des populations domestiques présentes sur la zone, et en particulier la population des bovins pour laquelle nous ne disposons d'aucune donnée). Notre approche est plutôt d'utiliser certains outils de modélisation pour donner des éléments de réponses concernant des questions zootechniques relativement ciblées. Nous avons organisé ces questions en 3 thèmes mais nous sommes conscients que ces questions sont en forte interaction.

### 0.2.1 Diagnostic démographique d'une population domestique

Un objectif important est de pouvoir réaliser un diagnostic pertinent concernant la démographie d'une population domestique tropicale donnée. Nous entendons ici par diagnostic un ensemble d'analyses comprenant un "état des lieux" ainsi que des scénarios de projection permettant d'orienter un éventuel plan d'aménagement. Ce diagnostic relève de plusieurs questions : (1) La population étudiée est-elle en phase de croissance ou de décroissance, et à quel taux ? (2) A quels paramètres la dynamique de la population est-elle la plus sensible ? (3) Quel gain démographique pouvons-nous espérer en améliorant certains de ces paramètres ? (4) En supposant que la population étudiée soit subdivisée en sous-populations (e.g., animaux traités *vs* animaux non traités

## 0.2. QUELQUES PROBLÉMATIQUES ZOOTECHNIQUES LIÉES À LA DÉMOGRAPHIE 9

([30])), existe-t-il des différences entre les traits démographiques de ces sous-populations (reproduction, viabilité), et quelles en sont les conséquences sur leur dynamique globale ?

Quelques difficultés et problèmes :

- La population est composée d'un ensemble de troupeaux dont les caractéristiques et la productivité sont différentes. Nous prendrons ici l'exemple de la population de petits ruminants exploitée dans la communauté rurale de Ndiagne. Comme nous l'avons vu, la communauté rurale de Ndiagne se répartit en un sous-ensemble d'éleveurs peuls et un sous-ensemble d'éleveurs wolofs qui correspondent à des systèmes d'élevage différents. Au sein de chaque système d'élevage, les éleveurs mettent en oeuvre un certain nombre de pratiques qui définissent des modes d'élevage (combinaisons de modalités de pratiques) et qui vont influencer les performances zootechniques animales, et donc la productivité des troupeaux. Selon Moulin ([26]), le facteur mode d'élevage est un facteur explicatif très important de la variabilité de productivité observée entre troupeaux. L'auteur met en avant les pratiques de complémentation (l'éleveur apporte une alimentation complémentaire aux animaux) et de logement (logement des animaux à l'intérieur ou hors de la concession). L'effet de la pratique de complémentation a d'ailleurs été mise en évidence pour une population de caprin dans la zone du Delta du fleuve Sénégal dont les caractéristiques éco-climatique se rapprochent de celle de Ndiagne ([31]). Un autre facteur important semble être la taille du troupeau qui influe sur la qualité générale des soins apportés aux animaux par l'éleveur (l'éleveur ne peut s'occuper avec le même soin d'un troupeau de 5 animaux que d'un troupeau de 80 animaux). Il est d'ailleurs important de souligner que les troupeaux comprenant moins de 5 animaux constituent une part non négligeable de l'ensemble des élevages (certains "troupeaux" peuvent même ne comprendre qu'1 ou 2 animaux). L'approche classiquement rencontrée en démographie zootechnique est de ne pas tenir compte du facteur troupeau et de représenter la population par un troupeau moyen, ensemble homogène d'animaux. Cette représentation peut être valide si le diagnostic s'effectue au niveau d'un troupeau unique (le troupeau est alors assimilé à une population), mais peut générer un biais dans les prédictions démographiques globales effectuées au niveau d'une population. Une alternative à cette représentation moyenne est de définir un

mode de représentation qui permette de tenir compte de la variabilité observée entre les troupeaux.

- Une caractéristique importante du fonctionnement des troupeaux est qu'ils peuvent échanger des animaux entre eux. Lorsqu'un animal est exporté d'un troupeau, il peut en effet soit disparaître de la population (e.g., vente puis abattage hors troupeau), soit être intégré dans un autre troupeau (e.g., confiage ou vente d'un troupeau à un autre). Les modalités d'échanges sont très variées et l'intensité du phénomène semble pour l'instant difficile à quantifier. Il peut avoir néanmoins une influence non négligeable sur la dynamique de la population, liée en particulier à la variabilité inter-troupeaux observée pour la productivité. Notons par ailleurs qu'un modèle qui ne tient compte d'aucune modalité d'échange et qui ne représente que les exportations observées au niveau des troupeaux génère nécessairement pour la population globale des prédictions démographiques biaisées avec une sous-estimation du taux d'accroissement réel.
- Les populations domestiques tropicales élevées en milieu traditionnel subissent très peu d'interventions qui les protègent de l'environnement extérieur. De manière restrictive, nous associerons ici l'environnement à la pluviométrie, variable qui résume une grande partie des contraintes extérieures que peuvent subir les animaux en milieu tropical. Les populations évoluent donc dans un environnement variable qui va fortement conditionner les performances zootechniques des animaux et donc la productivité des troupeaux. Notons qu'une augmentation de pluviométrie peut avoir des conséquences bénéfiques, avec une augmentation des ressources alimentaires sur paturages, mais aussi des conséquences négatives avec une augmentation des phénomènes d'infestation parasitaire (notamment dans la zone soudano-guinéenne de Kolda). Les fluctuations environnementales s'expriment essentiellement de manière intra-annuelle et inter-annuelle. Le niveau intra-annuel correspond à l'alternance d'une saison sèche et d'une saison des pluies. Ce niveau est d'autant plus important à représenter qu'il détermine une grande part de la saisonnalité observée pour les traits démographiques des populations tropicales. En ce qui concerne les fluctuations inter-annuelles (années plus ou moins sèches), nous pouvons nous placer dans un cadre déterministe ou dans un cadre aléatoire :

(1) Nous pouvons tout d'abord chercher à prévoir l'évolution de la population conditionnellement à une suite de conditions climatiques annuelles fixée. Nous pouvons supposer par exemple que l'environnement est constant, et égal à l'environnement moyen observé sur 10 ans de suivi (considéré comme "l'environnement à l'équilibre"). Nous pouvons aussi fixer une suite environnementale (périodique ou non) dans laquelle se succèdent années sèches et années humides, et en déduire l'évolution de la population ([20]). Il s'agit ici d'expliquer les variations démographiques observées pour la population, mais aussi d'apporter des éléments de décision relatifs à la gestion de cette population. Par exemple, une question à court terme peut être : suite à deux années défavorables, quel est l'état démographique de la population et combien peut-on exploiter d'animaux dans les années suivantes pour assurer la durabilité de la ressource ? Une question identique peut se poser lorsque la population subit des contraintes très fortes qui entraînent une "catastrophe" démographique (e.g., sécheresse prolongée ([29])). En général, toutes les classes d'âge ne sont pas touchées de manière identique et ces contraintes génèrent donc des pyramides déséquilibrées. Il peut alors être important de prédire les modalités et la durée de reconstitution de la population vers un état stable pour orienter les éleveurs dans leur stratégie de gestion. Enfin, à plus long terme, une question peut être d'étudier l'effet de cycles de sécheresse sur la dynamique des petits ruminants en zone aride.

(2) Nous pouvons ensuite chercher à sortir du cadre déterministe et étudier la dynamique d'une population donnée dans un environnement variable et non prédictible. La variabilité environnementale est considérée ici comme un élément perturbateur d'un scénario environnemental posé, et la question est d'évaluer l'impact de cette perturbation sur la dynamique globale de la population ([9],[27]).

- Une approche classique est de répartir les animaux dans différents groupes (e.g., classes d'âge et troupeaux) et de supposer que les animaux constituant un groupe donné sont tous identiques. Cette approche élimine la variabilité observée au niveau des animaux et résultant de l'ensemble des facteurs non pris en compte dans le modèle (facteurs génétiques et tout autres facteurs, environnementaux ou non). Une alternative est d'introduire la notion de variabilité individuelle (variabilité démographique) dans le modèle de représentation choisi



([16]). Cette variabilité individuelle peut s'ajouter à la variabilité environnementale (qui elle s'exprime au niveau d'un groupe d'animaux).

- Une dernière source de variation des paramètres démographiques concerne les phénomènes de densité-dépendance. De manière intuitive, nous pouvons identifier 2 niveaux possibles de densité-dépendance pour une population domestique tropicale. Le premier niveau concerne la population totale, qui dispose d'une ressource alimentaire et d'un espace paturable limités (charge maximale des paturages). Ce niveau nous semble actuellement peu accessible compte tenu des données disponibles et de la complexité des relations existant entre les populations domestiques et les ressources paturables (e.g, [17]). Le second niveau, plus accessible, correspond aux phénomènes de densité-dépendance observés au niveau de chaque troupeau. Il semble en effet exister une relation entre la taille du troupeau et les performances individuelles des animaux du troupeau. Cette relation peut s'expliquer (au moins en partie) par la qualité globale des soins que peut apporter l'éleveur en fonction du nombre d'animaux dont il dispose. Il faut signaler l'importance de la main d'oeuvre disponible pour l'éleveur comme facteur régulateur de la taille d'un troupeau (notamment pour la conduite des animaux durant la saison des pluies, car durant la saison sèche les animaux sont fréquemment laissés en divagation et la main d'oeuvre n'est plus un facteur limitant). Cette main d'oeuvre dépend là encore d'un ensemble complexe de facteurs socio-économiques caractérisant les unités de production pastorales et agro-pastorales et qui dépassent le cadre de notre étude.
- La population des petits ruminants est bien-sûr une population sexuée, avec une population femelle et une population mâle. Dans ce cadre, une hypothèse classique est l'hypothèse de femelle-dominance qui consiste à supposer que la dynamique globale de la population n'est déterminée que par la population femelle (seule population générant de nouveaux produits). Cette hypothèse semble valide pour les populations domestiques tropicales dans le sens où le nombre de mâles n'est jamais limitant pour la reproduction (excepté peut-être dans quelques graves crises démographiques). Elle peut néanmoins être remise en question s'il existe des phénomènes de densité-dépendance et si le facteur régulateur est l'effectif total du troupeau (mâles+femelles). Un problème sem-



blable intervient pour les troupeaux pluri-spécifiques (ovins+caprins). L'hypothèse la plus simple est de considérer que la dynamique des 2 espèces est indépendante, mais ceci n'est plus forcément vrai s'il existe des phénomènes de densité-dépendance (une difficulté supplémentaire pour l'aspect pluri-spécifique est ici que nous ne connaissons pas la quantité d'animaux d'autres espèces, comme les bovins, détenus par l'éleveur).

### 0.2.2 Etat individuel des animaux

Dans la problématique précédente, nous avons supposé implicitement que les animaux étaient décrits par leur âge et par leur appartenance à un troupeau donné (dont les caractéristiques sont fixées). Une autre problématique est d'introduire un ou plusieurs critères zootechniques s'exprimant au niveau de l'animal. L'objectif est alors de déterminer si ces critères ont un effet sur la productivité de la population (ou du troupeau), puis de les utiliser pour atteindre un niveau de productivité souhaité.

Considérons par exemple une population femelle dont les individus sont décrits à un instant donné par une variable "état zootechnique". Si l'état de la femelle influe sur son potentiel démographique, i.e. sa capacité à survivre, à se reproduire et à assurer la survie de ses produits (survie avant sevrage des produits), le zootechnicien peut alors orienter l'éleveur vers des interventions qui placeront ses animaux dans les états favorables, et quantifier le gain démographique que celui-ci en tirera. Le zootechnicien peut aussi l'orienter dans ses stratégies d'exploitation, en préconisant par exemple l'exploitation des femelles à faible potentiel démographique. Il est alors à nouveau intéressant de comparer les différentes stratégies d'exploitation des femelles en terme de gain démographique pour la population. Notons que ces questions peuvent s'exprimer au niveau d'une population globale comme au niveau d'un seul troupeau.

**Exemple** La variable poids est souvent utilisée comme indice synthétique représentant l'état général des petits ruminants entre 0 et 1 an (après 1 an, l'animal atteint son poids adulte et la variable poids n'est plus un bon indicateur d'état zootechnique). Moulin ([26]) a mis en évidence l'existence de plusieurs profils de croissance entre 0 et 1 an parmi les petits ruminants de la zone de Ndiagne : présence de courbes régulières (croissance forte ou faible) et

de courbes avec crises (ralentissement de la croissance ou croissance accélérée par des phénomènes compensateurs). Ces profils peuvent être mis en relation avec plusieurs facteurs explicatifs comme l'année considérée (qui détermine un environnement extérieur global ; environnement climatique mais aussi biologique si phénomènes de densité-dépendance), la saison de naissance de la femelle (qui détermine la partie de l'année pendant laquelle le jeune produit sera au stade pré-sevrage (0-5 mois)), le rang de mise base de la mère (parité), le mode de naissance (le produit provient d'une naissance simple ou multiple), le niveau de traite subie par la mère (qui détermine la quantité de lait disponible pour les produits) et d'autres pratiques d'élevage (e.g., complémentation de la mère ou non). Si l'intensité du phénomène reste à préciser, il est classiquement admis que le profil de croissance d'une femelle entre 0 et 1 an influe sur sa viabilité et sa précocité sexuelle (âge de première reproduction). Une hypothèse est que ce profil de croissance détermine aussi grandement sa carrière reproductrice après 1 an et sa capacité à assurer la survie de ses produits lors de la période pré-sevrage. Cette idée revient aux notions "d'effet cohorte" et "d'effet famille" développées par Gaillard ([15]) dans le fonctionnement des populations naturelles de chevreuil. Signalons en remarque que Marrow et al. ([24]) ont introduit la variable poids individuel dans un modèle de choix de stratégie optimale de reproduction des femelles d'une population naturelle d'ovins.

### 0.2.3 Planification des stratégies d'intervention

Nous avons vu que les processus moteurs de la démographie des populations de petit ruminants étaient marqués par une forte saisonnalité et que ces processus évoluaient en fonction de l'âge des animaux. La planification des diverses interventions effectuées sur une population (traitements sanitaires, pratiques d'élevage, exploitation, etc.) dans le temps et relativement à l'âge des animaux n'est donc pas neutre. Il est important de déterminer les périodes les plus intéressantes et les âges clés pour effectuer ces interventions. L'objectif est de quantifier les gains démographiques obtenus par différentes planifications alternatives.

**Exemples** (1) Les espèces domestiques de petits ruminants vivant en milieu tropical sont considérées comme des espèces non saisonnées pour leur reproduction. En effet, la saisonnalité observée n'est pas induite par des facteurs génétiques mais provient essentiellement des contraintes alimentaires

saisonnnières. Les modes de conduites appliqués actuellement en élevage traditionnel tropical ne permettent pas de contrôler la reproduction. Les mâles et les femelles sont en situation de "lutte libre" tout au long de l'année (les mâles et les femelles ne sont jamais séparés) et les périodes de fécondations ne sont pas contrôlées (malgré une saisonnalité marquée). La maîtrise de la reproduction est néanmoins un moteur très important de l'amélioration zootechnique. Une alternative est donc d'orienter l'éleveur vers des modes d'élevage qui imposent des périodes de fécondation déterminées et limitées dans le temps, conduisant par exemple à des périodes de mises bas plus favorables au développement des produits. (2) La pratique de complémentation permet de diminuer les déficiences alimentaires périodiques subies par les femelles, et d'améliorer ainsi leurs performances zootechniques globales. Devant des ressources en complémentation limitées, il peut être intéressant de déterminer quels types d'animaux l'éleveur doit compléter en priorité. En particulier, l'éleveur a-t-il intérêt à compléter d'avantage les jeunes femelles reproductrices (début de carrière) ou les femelles plus âgées (e.g., [2]) ?

### 0.3 Modélisation

Nous proposons d'aborder la modélisation de la dynamique des petits ruminants au Sénégal en utilisant les modèles matriciels à temps discret. Ces modèles ont pour forme générale ([23],[34]) :

$$x(t+1) = Ax(t)$$

avec  $x(t)$  vecteur représentant les effectifs des animaux par classe d'âge, et  $A$  matrice de projection dont les composantes sont les paramètres démographiques caractérisant la population (survie, reproduction). L'étude d'un tel modèle consiste principalement à calculer le taux d'accroissement qui devient constant à long terme lorsque le modèle atteint son régime stable (taux d'accroissement asymptotique), la structure stable (proportion des classes d'âge), les valeurs reproductives (contribution des classes d'âge aux générations futures) et la sensibilité du taux d'accroissement aux variations des composantes de  $A$  (analyses de sensibilité) ([4]).

### 0.3.1 Variabilité inter-troupeaux et échanges entre troupeaux

La matrice de projection d'un modèle dynamique représentant l'évolution d'une population homogène présentant  $L$  classes d'âge (modèle uni-site représentant une population moyenne) peut s'écrire classiquement :

$$A = \begin{bmatrix} m_1 s_0 & m_2 s_1 & \dots & m_L s_{L-1} & m_L s_L \\ s_0 & 0 & 0 & & 0 \\ 0 & s_1 & 0 & & \\ & 0 & \dots & \dots & \\ & & & s_{L-2} & 0 & 0 \\ 0 & & & 0 & s_{L-1} & s_L \end{bmatrix}$$

avec  $s_i$  et  $m_i$  les taux de survie et de fécondité de la classe d'âge  $i$ . Une extension de ce modèle correspond au modèle multi-sites ([22],[21]) dans lequel la population représentée est subdivisée en sous-ensembles (appelés sites) de caractéristiques différentes. La matrice de projection multi-sites est une matrice bloc de la forme :

$$A = \begin{bmatrix} M_1 S_0 & M_2 S_1 & M_3 S_2 & \dots & M_{L-1} S_{L-1} & M_L S_L \\ S_0 & 0 & 0 & & & 0 \\ 0 & S_1 & 0 & & & \\ & 0 & \dots & \dots & & \\ & & & S_{L-2} & 0 & 0 \\ 0 & & & 0 & S_{L-1} & S_L \end{bmatrix} \quad (0.1)$$

avec  $S_i = (s_i^{jk})$  la matrice de survie pour l'âge  $i$  ( $s_i^{jk}$  : proportion de femelles survivantes dans le site  $j$  au temps  $t + 1$  issues des femelles d'âge  $i$  dans le site  $k$  au temps  $t$ ) et  $M_i = (m_i^{jk})$  la matrice de fécondité pour l'âge  $i$  ( $m_i^{jk}$  : fécondité brute des femelles d'âge  $i$  du site  $k$  relativement au site de mise bas  $j$ ). En remarque, si la reproduction est supposée instantanée, les produits sont générés dans les sites initiaux des femelles et les échanges entre sites n'ont lieu qu'après les naissances (échanges définis par les matrices  $S_i$ ). Les matrices  $M_i$  sont alors diagonales ( $M_i = \text{diag}(m_i^{jj})$ ). La variable site est une variable qui regroupe un ensemble d'animaux de mêmes caractéristiques (e.g, site définissant une zone géographique, site caractérisant un état individuel comme la parité, etc.). L'intérêt du modèle multi-sites est qu'il

permet d'attribuer à chaque site des paramètres démographiques différents et de fixer les niveaux d'échanges entre les sites. Supposons qu'ici le site représente le troupeau et que les échanges aient lieu de manière instantanée à la fin de chaque intervalle d'observation  $[t, t + 1[$ , alors la matrice  $S_i$  peut s'écrire :

$$S_i = D_{i+1} S_i^+$$

avec  $S_i^+$  matrice de survie "marginale" des animaux d'âge  $i$  relativement au troupeau (survies des animaux d'un troupeau quel que soit le troupeau de destination) et  $D_{i+1}$  matrice stochastique décrivant les proportions d'animaux échangés entre les différents troupeaux (parmi les animaux survivants à  $t + 1$ ). Le modèle multi-sites permet donc de représenter la variabilité démographique inter-troupeaux ainsi que les phénomènes d'échange entre les troupeaux.

Un modèle multi-sites "troupeau" permet par exemple de générer une population fictive de troupeaux dans laquelle sont représentés un certain nombre de critères d'hétérogénéité. Les troupeaux peuvent être classés en sous-ensembles disposant de caractéristiques données (appartenance à un village, pratiques d'élevage, taille de troupeau, etc.) auxquels sont associés des paramètres démographiques spécifiques. Il permet aussi d'introduire des relations de densité-dépendance sur les paramètres démographiques au niveau des sites-troupeaux ([22]) :

$$s_i^{jk} = s_i^{jk}(n_k(t))$$

$$m_i^{jk} = m_i^{jk}(n_k(t))$$

avec  $n_k(t)$  l'effectif total du troupeau  $k$  au temps  $t$ .

Il faut cependant noter que la représentation des petits troupeaux (de 1 à 5 animaux) peut poser problème pour le modèle multi-sites réel (0.1) (qui représentera des "portions" d'animaux). Dans un cadre stochastique, les modèles discrets (dans lesquels les effectifs par classe d'âge sont des nombres entiers et non des nombres réels) basés sur les processus de ramification semblent mieux adapter pour représenter les populations de petite taille ([16]).

Signalons que deux modèles uni-sites peuvent être utilisés pour représenter de manière indirecte les échanges entre troupeaux (mais non la variabilité



inter-troupeaux). Le premier modèle considère une population moyenne au sein de laquelle les échanges sont représentés par un vecteur d'immigration nette additif:

$$x(t+1) = Ax(t) + R(t+1)$$

Le second modèle considère une population moyenne au sein de laquelle les échanges sont représentés par un paramètre  $\Phi$  de disparition effective hors de la population modélisée. La matrice de projection est une matrice uni-site classique avec les paramètres de survie de la forme:

$$s_i = 1 - \gamma_{mi} - \gamma_{ai} - \Phi_i \gamma_{xi}$$

avec :

- $\gamma_{mi}$  : proportion de mort
- $\gamma_{ai}$  : proportion d'abattage dans le troupeau
- $\gamma_{xi}$  : proportion d'exportation (sortie du troupeau)

La valeur  $\Phi_i \gamma_{xi}$  représente la proportion d'animaux exportés qui disparaissent effectivement de la population (ces animaux ne sont pas intégrés dans un autre troupeau). Les situations limites correspondent à :

- $\Phi_i = 0$  : tous les animaux exportés migrent dans d'autres troupeaux
- $\Phi_i = 1$  : tous les animaux exportés disparaissent de la population

### 0.3.2 Variabilité environnementale

#### Variabilité environnementale déterministe

**Modèle périodique saisonnier** Quelle que soit l'approche choisie, la matrice de projection annuelle peut être représentée par le produit d'un ensemble de  $m$  matrices saisonnières (e.g., [10], [11]) :

$$x(t+1) = Ax(t) = B_m \dots B_1 x(t)$$

L'utilisation d'un modèle saisonnier se justifie par une forte saisonnalité des phénomènes démographiques observées pour les populations domestiques tropicales et par le fait que ces phénomènes sont continus dans le temps. Si la durée des saisons est assez courte, nous pourrions cependant supposer qu'au sein d'une saison donnée la reproduction est ponctuelle et que les mises bas



se produisent le premier jour de chaque saison. Nous pourrions aussi supposer que les échanges entre troupeaux (ou autres sites) sont ponctuels et interviennent le dernier jour de chaque saison (un animal qui change de site au cours d'une saison est supposé ne pas mettre bas dans le troupeau de destination au cours de cette même saison).

**Modèle non périodique** Une autre approche déterministe est de fixer une suite environnementale donnée (information *a priori*) et d'étudier l'évolution de la population d'après le modèle :

$$x(t) = A_{t-1}A_{t-2}\dots A_0x(0)$$

avec :

$$A_t = B_{t,m}\dots B_{t,1}$$

( $B_{t,k}$  représente la matrice de projection saisonnière pour la saison  $k$  de l'intervalle  $[t, t+1[$ ). Nous considérons ici toujours un modèle saisonnier, mais qui n'est plus forcément périodique puisque la matrice  $B_{t,k}$  peut être différente de la matrice  $B_{t',k}$ .

### Variabilité environnementale stochastique

Nous pouvons introduire une source de variabilité supplémentaire en supposant que la population est soumise à des variations non prédictibles de l'environnement (qui influe sur les paramètres démographiques), et donc à une suite aléatoire de conditions environnementales. Pour chaque intervalle  $[t, t+1[$ , nous pouvons supposer par exemple que la v.a. environnement  $Z(t)$  peut prendre  $K$  états possibles dans l'ensemble d'états  $\mathcal{E} = \{1, \dots, K\}$  (que nous supposons fini), et qu'à chaque condition environnementale  $i$  est associée une matrice de projection  $A^{(i)}$ . Le processus stochastique  $\{Z(t); t \in \mathbb{Z}^+\}$  génère donc le processus  $\{A_t; t \in \mathbb{Z}^+\}$ , ainsi que le processus  $\{X(t); t \in \mathbb{Z}^+\}$  défini par :

$$X(t+1) = A_tX(t) \tag{0.2}$$

$A_t$  est la matrice aléatoire de projection pour l'intervalle  $[t, t+1[$  et  $X(t)$  est le vecteur aléatoire décrivant les effectifs par âge au temps  $t$ . Supposons que le vecteur  $X(0)$  représente le vecteur initial fixé,  $X(t)$  se déduit alors de  $X(0)$  d'après l'équation :

$$X(t) = A_{t-1}A_{t-2}\dots A_0X(0)$$

La spécification des propriétés du processus environnemental  $\{Z(t)\}$  détermine le comportement du modèle (0.2). Une hypothèse classique est de considérer que  $\{Z(t)\}$  est un processus de Markov homogène d'ordre 1. Il est alors complètement déterminé par la loi de probabilité de la v.a. initiale  $Z(0)$  (ou  $A_0$ ) et par sa matrice de transition entre les différents états environnementaux  $P = (p_{ij})$  avec :

$$p_{ij} = \Pr(Z(t) = i \mid Z(t) = j) = \Pr(A_{t+1} = A^{(i)} \mid A_t = A^{(j)}) \quad i, j = 1, \dots, K$$

et :

$$\begin{aligned} p_{ij} &\geq 0 & i, j = 1, \dots, K \\ \sum_{i=1}^K p_{ij} &= 1 & j = 1, \dots, K \end{aligned}$$

Une autre hypothèse possible est que la loi de probabilité générant les matrices  $A_t$  est continue (e.g., loi normale). Ces types de modèle et l'effet des perturbations aléatoires sur la dynamique de la population considérée ont été étudiées de manière intensive ([7],[8],[18],[33],[32]).

Une difficulté pour nous est que la stochasticité concerne ici un modèle périodique et intervient à chaque saison. Comme dans le paragraphe précédent, la matrice de projection annuelle s'écrit :

$$A_t = B_{t,m} \dots B_{t,1}$$

Dans le cadre d'un processus de Markov, la matrice de transition  $P$  entre les différents états environnementaux devient alors plus complexe que pour le modèle (0.2).

Une autre difficulté intervient si nous considérons le modèle multi-sites, e.g., lorsqu'un site représente un troupeau. La stochasticité s'exprime alors au niveau de chaque site-troupeau.

### 0.3.3 Modèle avec état individuel

Le modèle multi-sites peut être utilisé pour décrire l'état individuel des animaux. Notons que la variable site peut décrire un état "définitif" comme le sexe de l'animal (modèle avec représentation simultanée des populations

mâles et femelles). Il s'agit ici de la représentation de 2 populations qui ne sont que partiellement connectées dans le sens où la population femelle est le seul moteur de la dynamique de la population globale (la population femelle contribue à la population mâle mais l'inverse n'est pas vrai), sauf s'il existe des phénomènes de densité-dépendance et si l'effectif des mâles est pris en compte dans les facteurs de régulation. Un autre exemple d'état définitif correspond à l'espèce de l'animal. Le modèle multi-sites peut en effet être utilisé pour représenter la dynamique d'une population pluri-spécifique. Les espèces peuvent en effet être considérées comme des sous-populations non connectées, et le modèle multi-sites correspond alors à plusieurs modèles uni-sites juxtaposés, à nouveau sauf si la somme des effectifs des différentes espèces (taille totale de la population) est un facteur de régulation démographique. La variable site peut aussi décrire un état temporaire de l'animal comme un stade de développement (groupe d'âges, parité, etc.), une classe de poids, etc.

La problématique soulevée précédemment et concernant la relation entre démographie et profil de croissance met en jeu des états définitifs et temporaires. Supposons par exemple que seule la population femelle soit représentée. Les potentialités démographiques (viabilité, reproduction) d'une femelle à un instant donné dépend de son état à cet instant (e.g., son poids qui est un état temporaire) mais aussi de sa date de naissance, de son origine, de l'état de sa mère, etc. (qui sont des états définitifs). En remarque, le profil de croissance en poids entre 0 et 1 an peut être modélisé par une suite d'états temporaires (à chaque temps  $t$  l'animal peut évoluer d'une classe de poids à une autre) ou par des états définitifs (l'animal est affecté dès la naissance à un état caractérisant un profil donné, et ceci en fonction des caractéristiques de la mère, de la période de naissance, etc.).

## 0.4 Estimation

### 0.4.1 Estimation des paramètres démographiques

Il s'agit d'estimer les paramètres de survie et de reproduction, qui sont les composantes des matrices saisonnières  $B_{t,k}$  des différents modèles dynamiques considérés. Puisque les données sont des proportions et des données de comptage, nous nous placerons dans un cadre probabiliste binomial ou multinomial. Nous choisirons par ailleurs d'utiliser les méthodes d'estimation par

maximisation de la vraisemblance, et les procédures de test s'appuieront sur la classe des modèles linéaires généralisés.

Quelques problèmes et remarques :

- Les matrices de projection font intervenir des paramètres de survie dont la forme minimale est :

$$P(\text{survie}) = 1 - P(\text{disparition}) \quad (0.3)$$

Néanmoins, les causes de disparition des animaux dans les troupeaux sont multiples (mort, abattage pour auto-consommation, exportation par vente, prêt, etc.) et il peut être intéressant de décomposer la forme minimale (0.3) en :

$$P(\text{survie}) = 1 - P(\text{mort}) - P(\text{abattage}) - P(\text{exportation})$$

Si nous considérons un modèle à temps discret, les différentes probabilités de disparition inter-agissent entre elles. En effet, (par exemple) bien que plusieurs troupeaux peuvent présenter un même niveau de mortalité "intrinsèque" (mortalité naturelle qui existerait s'il n'y avait pas d'autres causes de disparition), la probabilité de mort apparente  $P(\text{mort})$  peut être très différente selon les troupeaux en fonction du niveau d'exploitation observé dans chaque troupeau (i.e. en fonction de  $P(\text{abattage}) + P(\text{exportation})$ ) (il en est de même pour la fertilité : une même fertilité intrinsèque peut donner des fertilités apparentes différentes selon le niveau de disparition des animaux). Ceci pose un problème dans les diagnostics zootechniques lorsque l'on cherche par exemple à comparer les mortalités par âge observés entre plusieurs ensembles de troupeaux (les différences observés entre probabilités de mort proviennent-elles d'une mortalité intrinsèque différente ou d'un niveau d'exploitation différent ?). Lors de scénarios exploratoires, il peut aussi être intéressant de pouvoir intervenir directement sur les paramètres intrinsèques des troupeaux, et non pas seulement sur les paramètres apparents (on peut par exemple chercher à observer le gain démographique obtenu après l'augmentation de la mortalité naturelle, et cela quelque soit le niveau d'exploitation des animaux). Dans un modèle à temps continu, l'intensité des différentes causes de disparition peut être représentée par des risques instantanés compétitifs additifs (le

risque global est la somme des risques spécifiques à chaque cause). Les paramètres intrinsèques sont donc directement accessibles. Nous proposons de nous rapprocher de ces risques instantanés en choisissant une durée de saison suffisamment courte pour pouvoir négliger le problème précédent (le modèle à temps discret devient une approximation de plus en plus fine du modèle à temps continu).

- Dans le cadre d'un modèle multi-sites "troupeau", une difficulté provient du fait que la destination des animaux exportés des troupeaux et l'origine des animaux importés sont en grande partie inconnues. Il existe en fait deux niveaux d'inconnu. Prenons l'exemple de la communauté rurale de Ndiagne. Le programme PPR a suivi un échantillon de troupeaux représentant l'élevage sédentaire dans cette communauté rurale. Il paraît donc cohérent de considérer que l'ensemble des troupeaux sédentaires de cette communauté constitue la population que nous cherchons à modéliser (population cible). Le premier niveau correspond au fait que lorsqu'un animal sort d'un troupeau suivi donné (le problème est identique pour les importations), nous ne savons pas s'il reste dans la population ou non (i.e. s'il reste dans la communauté rurale ou non). Il s'agit donc ici d'un problème de définition de la limite de la population cible. Considérons maintenant pour le second niveau un animal présent dans un troupeau suivi et que nous supposons exporté vers un autre troupeau de la communauté rurale. Si cet animal n'est pas importé dans l'un des autres troupeaux suivis, alors nous ne connaissons pas son devenir (il peut avoir été abattu hors troupeau ou avoir été importé dans un troupeau non suivi). Ces deux niveaux d'inconnu pose un problème d'estimation concernant les paramètres d'échanges (paramètre global quantifiant les échanges dans un modèle uni-site et paramètres d'échanges entre troupeaux dans un modèle multi-sites).
- Le fait d'utiliser un modèle saisonnier augmente très fortement le nombre de paramètres (en particulier pour les modèles multi-sites). Si nous considérons par exemple un modèle saisonnier dans lequel les saisons sont mensuelles, alors pour une femelle modélisée jusqu'à l'âge 3 ans<sup>+</sup>, nous obtenons  $37$  (classes d'âge)  $\times$   $12$  (saisons) paramètres de fertilité, de survie, etc. Plus le modèle contient de paramètres, mieux il va pouvoir rendre compte des données observées (un modèle disposant d'autant de paramètres que de données observées décrit totalement ces



données), mais moins il va être compréhensible et manipulable, et donc utile (nous cherchons à réduire la "réalité complexe" en une représentation fictive plus compréhensible). Il est donc important dans notre démarche de modélisation de mettre en oeuvre une procédure de réduction du nombre de paramètres permettant d'atteindre un compromis entre pertinence et parcimonie. Le critère d'Akaike ([1]) utilisé dans le cadre des méthodes d'estimation par maximum de vraisemblance (e.g., dans les modèles de capture-recapture ([3])) est une possibilité.

- Une hypothèse classique utilisée dans les modèles linéaires généralisés est de supposer l'indépendance entre les individus. La présence de structures agrégatives (comme les troupeaux) remet souvent en cause la validité de l'hypothèse d'indépendance et peut provoquer des problèmes de "surdispersion" qui génèrent des tests libéraux. Nous pourrions donc être amenés à modéliser cette surdispersion par des méthodes paramétriques (e.g., modèle beta-binomial ([28])) ou semi-paramétrique comme les modèles de quasi-vraisemblance ([25]).

### 0.4.2 Estimation du taux d'accroissement asymptotique

Dans un cadre déterministe, l'estimateur du taux de multiplication asymptotique  $\lambda$  (ou du taux d'accroissement asymptotique  $\log \lambda$ ) se déduit directement des estimateurs des composantes de la matrice de projection  $A$  puisque  $\lambda$  est la valeur propre dominante de  $A$ :

$$\hat{\lambda} = \lambda(\hat{A})$$

Le calcul d'intervalles de confiance pour  $\lambda$  ou la mise en place de tests entre les taux de multiplication de différentes populations nécessite l'estimation de la variance d'estimation  $V[\hat{\lambda}]$ . Celle-ci peut être calculée (approximativement) d'après les variances et covariances des composantes de  $\hat{A}$  ([12],[19]). Une difficulté pour nous est que la matrice annuelle  $A$  est le produit de plusieurs matrices saisonnières ce qui complexifie beaucoup le calcul de  $V[\hat{A}]$ . Une alternative au calcul analytique est d'estimer  $V[\hat{\lambda}]$  par des méthodes numériques en introduisant des bruits aléatoires dans la matrice  $\hat{A}$  (montecarlo) ou par des méthode de ré-échantillonnage (bootstrap).



Dans un cadre stochastique, le calcul analytique du taux d'accroissement  $\log \lambda$  est beaucoup plus complexe ( $\lambda$  n'est plus la valeur propre d'une matrice donnée) et devient rapidement impossible. Une formule approchée existe sous l'hypothèse de faibles variations environnementales ([32]). Dans une grande partie des cas,  $\log \lambda$  et sa variance doivent être estimés de manière numérique.

# Bibliography

- [1] H. Akaike. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In B. N. Petrov and F. Csaski, editors, *Second International Symposium on Information Theory*, pages 267–281, Budapest : Akademiai Kiado, 1973.
- [2] H. D. Blackburn, F. C. Bryant, T. C. Cartwright, and L. C. Fierro. Corriedale sheep production when supplemented with ryegrass pasture in southern peru. *Agric. Syst.*, 30:101–115, 1989.
- [3] K. P. Burnham and D. R. Anderson. Evaluation of the kullback-leibler discrepancy for model selection in open population capture-recapture models. *Biom. J.*, 3:299–315, 1994.
- [4] H. Caswell. *Matrix population models : construction, analysis and interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 1989.
- [5] CIRAD-EMVT. Enquête sur la productivité du cheptel : approche pluridisciplinaire basée sur le suivi individuel des animaux. *Fiches Techniques d'Elevage Tropical*, 11:1–10, 1990.
- [6] CIRAD-EMVT. Enquête par suivi individuel du cheptel. ii. exemples de résultats obtenus sur petits ruminants au sénégal. *Fiches Techniques d'Elevage Tropical*, 4:1–8, 1991.
- [7] J. E. Cohen. Ergodicity of age-structure in populations with markovian vital rates. ii. general states. *Adv. Appl. Prob.*, 9:18–37, 1977.
- [8] J. E. Cohen. Ergodicity of age-structure in populations with markovian vital rates. iii. finite-state moments and growth rate : an illustration. *Adv. Appl. Prob.*, 9:462–475, 1977.

- [9] J. E. Cohen, S. W. Christensen, and C. P. Goodyear. A stochastic age-structured population model of striped bass (*Morone saxatilis*) in the potomac river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40:2170–2183, 1983.
- [10] P. Cull and A. Vogt. Mathematical analysis of the asymptotic behavior of the leslie population matrix model. *Bulletin of Mathematical Biology*, 35:645–661, 1973.
- [11] P. Cull and A. Vogt. The periodic limit for the leslie model. *Mathematical Bioscience*, 21:39–54, 1974.
- [12] D. J. Daley. Bias in estimating the malthusian parameter for leslie matrices. *Theor. Pop. Biol.*, 15:257–263, 1979.
- [13] O. Faugere, B. Faugere, and P. Merlin. L'élevage traditionnel des petits ruminants dans la zone de kolda (haute casamance). Technical Report 018/VIRO, ISRA / CIRAD-EMVT, 1988.
- [14] O. Faugere, B. Faugere, P. Merlin, C. Dockes, and C. Perrot. L'élevage traditionnel des petits ruminants dans la zone de louga. Technical Report 26/VIRO, ISRA / CIRAD-EMVT, 1989.
- [15] J. M. Gaillard. Reflexion sur la variabilité biodémographique des mammifères. Technical report, Université Claude Bernard, Lyon I, 1994.
- [16] F. Gosselin and J. D. Lebreton. The potential of branching processes as a modeling tool for conservation biology. In S. Ferson, editor, *Quantitative methods in conservation biology*, page in press. Springer-Verlag, 1997.
- [17] I. Hary, H. J. Schwartz, V. H. C. Pielert, and C. Mosler. Land degradation in african pastoral systems and the destocking controversy. *Ecol. Model.*, 86:227–233, 1996.
- [18] C. C. Heyde and J. E. Cohen. Confidence intervals for demographic projections based on products of random matrices. *Theor. Pop. Biol.*, 27:120–153, 1985.
- [19] F. Houllier and J. D. Lebreton. A renewal-equation approach to the dynamics of stage-grouped populations. *Math. Biosci.*, 79:185–197, 1986.

- [20] S. Kanyamibwa and J.-D. Lebreton. Variation des effectifs de cigogne blanche et facteur du milieu : un modèle démographique. In *Les cigognes d'Europe*, pages 259–264, Metz, juin 1991. Institut Européen d'Ecologie, Colloque International.
- [21] J. D. Lebreton. Demographic models for subdivided populations : the renewal equation approach. *Theor. Pop. Biol.*, 49(3):291–313, 1996.
- [22] J. D. Lebreton and G. Gonzales-Davila. An introduction to models of subdivided populations. *J. Biol. Syst.*, 4(1):389–423, 1993.
- [23] P. H. Leslie. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33:183–212, 1945.
- [24] P. Marrow, J. M. McNamara, A. I. Houston, I. R. Stevenson, and T. H. Clutton-Brock. State-dependent life history evolution in soay sheep : dynamice modelling of reproductive scheduling. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351:17–32, 1996.
- [25] D. F. Moore and A. Tsiatis. Robust estimation of the varainec in moment methods for extra-binomila and extra-poisson variation. *Biometrics*, 47:383–401, 1991.
- [26] C. H. Moulin. *Performances animales et pratiques d'élevage en Afrique sahelienne : la diversité du fonctionnement des troupeaux de petits ruminants dans la communauté rurale de Ndiagne (Sénégal)*. PhD thesis, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 1993.
- [27] M. Nakaoka. Demography of the marine bivalve yoldia notabilis in fluctuating environments : an analysis using a stochastic matrix model. *Oikos*, 79:59–68, 1997.
- [28] R. L. Prentice. Binary regression using an extended beta-binomial distribution, with discussion of correlation induced by covariate measurement errors. *J.A.S.A.*, 81(394):321–327, 1986.
- [29] G. Tacher. Notes sur la démographie bovine au sahel : Ii. représentation et projection théoriques du troupeau par un modèle mathématique après une catastrophe. *Rev. Elev. Med. vet. Pays trop.*, 28(4):571–595, 1975.

- [30] E. Tillard. Evaluation technico-économique des effets de prophylaxies en milieu villageois chez les petits ruminants de la région de kolda. Technical report, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, 1991.
- [31] J. F. Tourrand and E. Landais. Productivité des caprins dans les systèmes de production agricole du delta du fleuve sénégal. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 49(2):168–173, 1996.
- [32] S. Tuljapurkar. *Population dynamics in variable environments*. Springer-Verlag, New York, 1990.
- [33] S. D. Tuljapurkar. An uncertain life : demography in random environments. *Theor. Pop. Biol.*, 35:227–294, 1989.
- [34] M. B. Usher. A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selecton forests. *J. Appl. Ecol.*, 3:355–367, 1966.